日本産 *Eurema* 属2種の季節型と成虫休眠性について

矢田 脩

福岡市中央区六本松4丁目 九州大学教養部生物学教室

Studies on seasonal forms and imaginal diapause in two *Eurema* species in Japan (Lepidoptera: Pieridae)

OSAMU YATA

Eurema 属の種の分布はそのほとんどが熱帯地域に集中しており，またその近縁属も熱帯に分布するものが多いことから本属の起源はおそらく熱帯地域であったと考えられる．しかし若干の種は温帯北部（たとえば日本の本州や北米中部）まで分布を拡げており，これらの種に共通してみられる特徴は顕著な季節型をともなう成虫越冬性を獲得していることである．そして成虫越冬をおこなう季節型が秋型（乾季型）のみであることから，これらの種が北進するために，季節型の果した役割は重要であろうと考えられる．日高・会田（1963）によれば，キタテハ *Polygonia c-aureum* Linnaeus では季節型は主に幼虫期の日長によって決定され，秋型は卵巣成熟度や寿命の点で夏型と異なり成虫休眠型であることが明らかにされた．

このように季節型の生態的・生理的側面を把握することは北方への分布拡大を理解するために重要であろうと思われる．そこで著者は日本産 *Eurema* 属のキチョウ *E. hecabe mandarina* de l'Orza とツマグロキチョウ *E. laeta bethesba* Janson を材料にして，両者の光周反応および夏・秋型の卵巣成熟度，寿命の相違を比輸した．その結果，予備的なデーターではあるが，これらの点について両種間にかなり顕著な相違が認められたのでここに報告する．

本文に入るに先だち，日頃から懇切な御指導をいただいている九州大学教養部白水隆教授，三枝豊平助教授，中西明徳助教授，嶌洪氏に厚く御礼申し上げる．また，本論文の校閲を快諾され種々の御指摘をいただいた弘前大学農学部正木進三教授に深く感謝する．なお末筆ながら実験材料の提供に協力下さった後藤安一郎氏に御礼申し上げる．

材料および実験方法

実験に用いた材料のうち，キチョウは福岡市，ツマグロキチョウは長崎県大村市並松においてそれぞれ1972年6月に採集された第1化の夏型の母蝶から採卵した材料を用いた．

1) 季節型発現と日長

幼虫期の飼育は 25±1°C, 60% R.H., 日長15時間（15L. 9D.）の条件に設定した飼育室で行なった．日長9，10，11，12，13，14時間の光周条件を得るため，暗期には木製の暗箱にそれぞれ収容した．照明装置は 40 W の螢光灯2本を用い．飼育容器の受ける照度は約 100 Lux. であった．供試個体は各日長条件についてキチョウは25頭，ツマグロキチョウは40頭とした．飼育容器は若齢時は 7×9 cm の腰高シャーレを用い，終齢以降はキチョウではシャーレを2個にふやし，ツマグロキチョウでは 33×23×5.5 cm の透明プラスチックケースに移した．蒸散を防ぐ目的で食草の切口は水を含ませた脱脂綿で包んだ．そのため飼育容器内の湿度はほぼ 100 %であった．ただし蛹化後は食草その他を取除いたので容器内の湿度は飼育室内の湿度（約60 % R.H.）にほぼ等しくなったものと思われる（日長条件，湿度条件は幼虫期，蛹期とも一定）．食草は，キチョウはネムノキ *Albizzia Julibrissin* Durazzini, ツマグロキチョウはカワラケツメイ *Cassia Nomame* (Sieb.) Honda に限定した．以上の方法で孵化直後から羽化まで飼育し，羽化成虫の季節型について調べた．

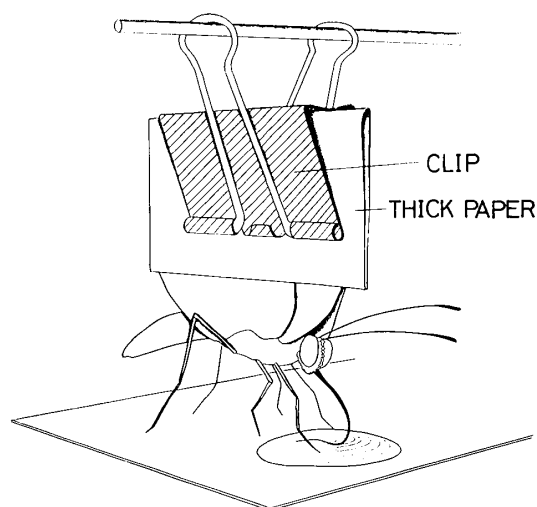



Fig. 1. A clipped butterfly sucking nectar which is used for studies of longevity and ovarian development.

2) 卵巣成熟度

おもに 1) の実験で得られた♀成虫を用い，羽化後一定期間をおいて解剖し卵巣発育の状態を調べた．♀成虫は翅をクリップで固定し，1日1回約10倍に水で薄めた局方蜂蜜を与えて飼育した (fig. 1). 成熟卵であるという判定は，便宜上，卵殻が明確に形成されている点と，産下された卵にほぼ等しい大きさであるという2点を備えていることを基準においた．なお卵巣発育に関して温度の影響が考慮されたので，高温区 (25±1°C, 日長15時間) と低温区 (15±3°C, 全明条件) で比較した．

3) 寿命の比較

2)で述べたと同様の方法で成虫を飼育し，羽化日から死亡日までの日数を調べた．ただし高温区の場合5日以内，低温区の場合7日以内に死亡したものは摂食しなかったことによる死亡が考えられるの除外した．

実 験 結 果

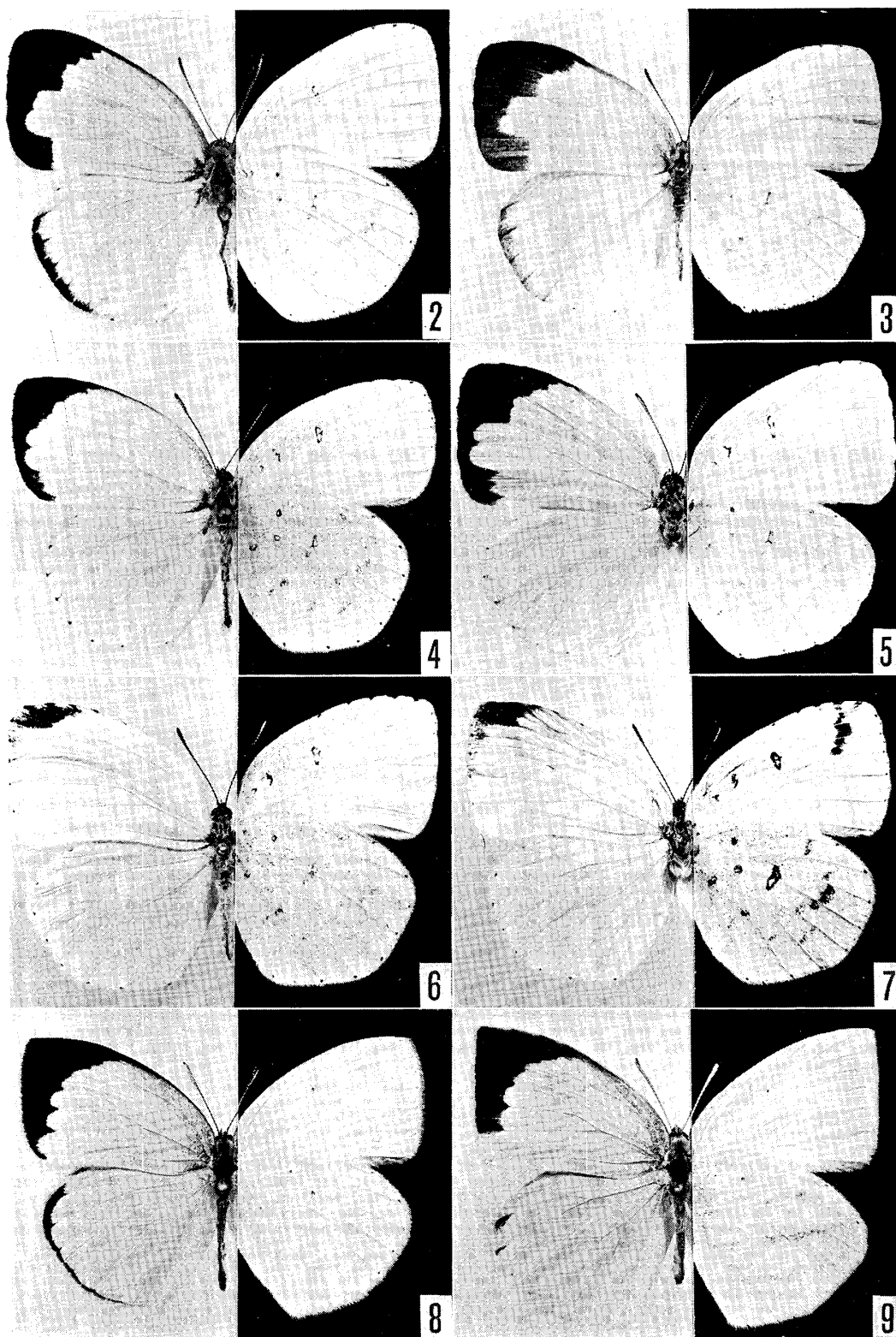
1) 季節型発現と日長との関連

9～15時間の各日長で飼育し，両種について各季節型の羽化数を調べたところ table 1 に示すような結果を得た．この場合，各季節型の判別は次のような基準からなされた．

ツマグロキチョウの場合は，やや小型で翅型が丸みをおび後翅裏面の斑紋が痕跡的なものを夏型 (fig. 8), 夏型に比べて大型で翅型（とくに前翅頂と後翅第3脈の外縁部）が著しく角ばり後翅裏面に2本の平行帯が明瞭にあらわれるものを秋型と判定した (fig. 9). ツマグロキチョウはこのような基準で例外なく夏型か秋型かの判定ができたが，キチョウについては夏型と秋型の相違は不明瞭で斑紋上の差は連続的・段階的である．すなわちキチョウについては翅表外縁黒帯が巾広く明瞭で裏面の斑紋の発達が弱いものを夏型 (figs. 2, 3), 翅表外縁黒帯がほとんど消失し前翅頂部にのみ淡く残り裏面の斑紋は反対に濃く明瞭となり翅頂近くに黒褐色斑の現れる傾向のものを秋型と判定した (figs. 6, 7). 中間型としたものは夏型と秋型の中間的な斑紋をあらわすもので，通常♂では前翅表外縁黒帯の巾が一様に狭く黒帯の2，3室の凹みが弱いもの (fig. 4), ♀では後翅表外縁黒帯がほぼ完全に消失したものである (fig. 5).

Table 1 をもとにして光周反応曲線を描いてみると fig. 10 になる．Table 1, fig. 10 から明らかなように，ツマグロキチョウでは日長13時間以下の照明区では100%秋型が羽化し，日長14時間以上の照明区では100%夏型が羽

Table 1. Influence of different photoperiods at 25±1°C on the seasonal forms of *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba*.

Day-length (hr.)	*Eurema hecabe mandarina*			*Eurema laeta bethesba*	
	Summer form	Intermediate form	Autumn form	Summer form	Autumn form
9	—	—	—	—	—
10	0	0	2	—	—
11	9	1	6	0	13
12	15	4	2	0	25
13	10	0	0	0	27
14	8	0	0	24	0
15	9	0	0	19	0

Figs. 2–9. The seasonal forms of *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba* emerged in the laboratory: (2) *Eurema hecabe mandarina*, summer form ♂ (day-length 13 hours); (3) ditto, summer form ♀ (″); (4) ditto, intermediate form ♂ (day-length 11 hours); (5) ditto, intermediate form ♀ (″); (6) ditto, autumn form ♀ (″); (7) ditto, autumn form ♀ (″); (8) *Eurema laeta bethesba*, summer form ♂ (day-length 15 hours); (9) ditto, autumn form ♂ (day-length 11 hours). (Right half of each figure shows underside.)

化するという非常に明確な夏・秋型の交代がみられた．一方，キチョウでは日長12時間以下の照明区で中間型および秋型の羽化がみられるが，それらの各照明区の全羽化数に対する割合は40%以下であった．日長10時間の照明区では 100 %秋型が羽化したが羽化数が非常に少ないためデーターに信頼がおけない．なお両種の日長９時間の照明区およびツマグロキチョウの日長10時間の照明区では幼虫期，とくに終令になった直後に全て死亡した．

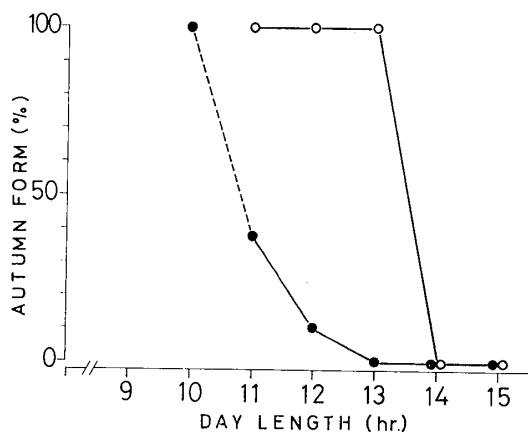



Fig. 10. Relation between photoperiod and the percentage of emerging autumn form adults in *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba* at 25±1°C. ○ *Eurema laeta bethesba*, ● *Eurema hecabe mandarina*.

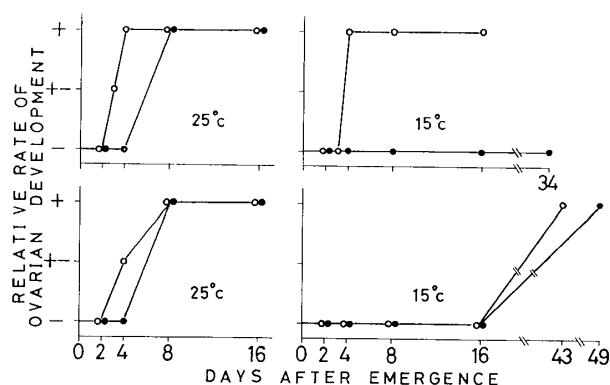



Fig. 11. Comparison of the ovarian development of summer and autumn form adults in *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba* under different temperature conditions: upper panel, *Eurema laeta bethesba*; lower panel, *Eurema hecabe mandarina*. ○ Summer form, ● Autumn form.

2）卵巣の成熟

両種の夏・秋型の卵巣成熟度を羽化後経過日数によって示したのが fig. 11 である．卵巣成熟度の段階は便宜上，成熟卵がみられる場合＋，成熟卵が全くみられない場合－，成熟卵がみられる個体と全くみられない個体がある場合±（おそらく未成熟卵の状態から成熟卵のできる過渡的状態と推察される）とした．なお解剖は個体数の制限もあって羽化後２，４，８，16，32日目を原則とした．また解剖に供した個体は各日１～４個体に限られた．

Fig. 11 に示すようにツマグロキチョウを高温区(25±1°C)で飼育した場合，夏型は４日目には成熟卵が多数みられ秋型はやや遅れて８日目から少数の成熟卵がみられた．一方，低温区（15±3°C）では夏型は高温区の場合と同様の卵成熟の様相を示すが秋型では羽化後30日を経過しても成熟卵がみられなかった．またキチョウについてみると夏型はツマグロキチョウの夏型に比べて成熟卵の完成する日数が長く，とくに低温区ではその傾向が顕著であった．しかし夏型と秋型の卵巣成熟度はツマグロキチョウのように明確な差がみられなかった．

3）季節型による寿命の比較

両種の夏・秋型の寿命（生存日数）を高温区（25±1°C）と低温区（15±3°C）にわけて調べ fig. 12 に示した．高温区では両種とも季節型による寿命の違いはほとんどみられなかったが，低温区ではとくにツマグロキチョウの場合顕著な差がみられた．キチョウについては秋型の材料が少なく野外の材料を用いたため正確な比較はできないが前種とほぼ同様の傾向がうかがえる．またいずれの場合もキチョウの方がツマグロキチョウより寿命のやや長い傾向がみられた．

考　察

1）生活環と光周反応

蛹越冬や幼虫越冬の場合と同様，成虫越冬を行なう蝶の季節型決定もその外界主要因が日長であると報告されている（日高，1963；加藤，1963，1964；関，1968）．本実験で季節型決定要因が日長であることを再確認できたが，さらに *Eurema* 属２種間の光周反応の違いが両種の生活環とどのように関連しているかを検討した．

Fig. 13 は福岡における自然日長* と平均気温および両種の野外における各季節型の出現期を図示したものであ

* 日の出から日の入までの時間に夜明け夕暮れの蝶が感ずる明期約30分をプラスした日長．

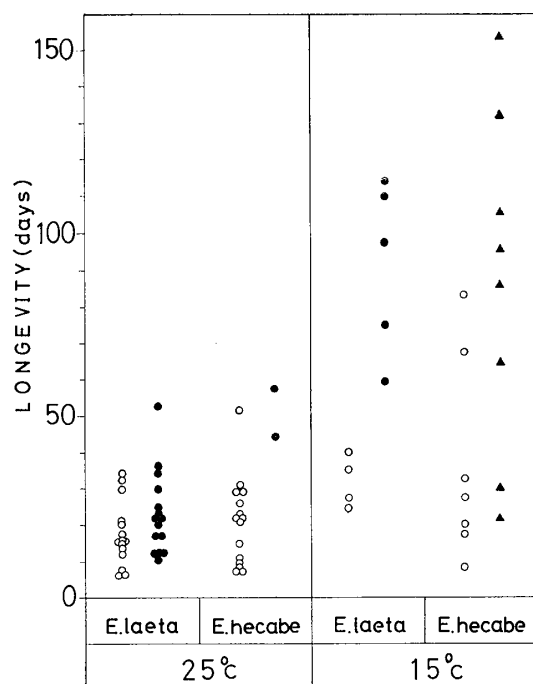



Fig. 12. Comparison of the longevity of summer and autumn form adults in *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba* under different temperature conditions. ○ Summer form adult emerged in the laboratory, ● Autumn form adult emerged in the laboratory, ▲ Autumn form adult collected in the field.

る．福岡では両種ともおよそ5月下旬～6月上旬に第1化の夏型が発生し，年5～6回の発生をみると推察される．次に夏型から秋型への移行時期に着目してみると，ツマグロキチョウでは9月上旬から1カ月ほどの短期間に夏・秋型の交代がみられるのに対して，キチョウでは9月から夏型に混って中間型があらわれはじめ秋型が多くみられるようになるのは10月中旬以降である．そして大部分が秋型に移行する時期は11月に入ってからである．両種とも越冬するのは秋型のみであり秋型は翌春になって産卵する．ここでツマグロキチョウの室内実験による臨界日長約13時間30分を野外における本種の臨界日長とみなすと（ツマグロキチョウの材料は長崎県大村市産のものであるが福岡市とは距離的に近いので臨界日長の差は一応無視できる），その日長と一致する時期は8月下旬～9月上旬になる．またその時期の平均気温も25°C前後で実験室内の温度条件にほぼ等しい．予備的な室内実験から4～5齢の幼虫期に日長を感じるらしいことが判明しているので，秋型の蛹期9日（25±1°C）として秋型の初見日が9月9日（1972年福岡市で観察）であることは室内実験のデーターと一致する．一方，キチョウでは野外の観察から日長約13時間にあたる9月上旬より中間型およびごく少数の秋型がみられるので，室内実験の日長13時間照明区における100％夏型羽化のデーターからは野外観察を説明できない．おそらくこれは25±1°C恒温という高温の影響に由来するものであろう．また室内実験では日長12時間30分以下でも夏型の羽化がみられるのに対し，野外ではこの長さの日長（福岡における9月下旬～10月上旬の日長）を感受するとほとんど秋型に入れ代ってしまうのは温度の低下による影響ではないかと考えられる．この点は両種の秋型から第1化の夏型への移行の問題とともに低温条件下における実験によって明らかにされるであろう．

Fig. 13. Relation between the critical day-length and the time of transition of various seasonal forms in *Eurema hecabe mandarina* and *Eurema laeta bethesba*. The day-length in the figure denotes hours from sunrise to sunset plus 30 minutes. A: Critical day-length of *Eurema laeta bethesba*; B: Presumable critical day-length of *Eurema hecabe mandarina*.

2) 季節型と休眠

日高・会田（1963）によれば，キタテハの秋型は卵巣発育の遅延と寿命の延長の点から休眠型であり，夏型とは形態上からも明確に区別できると報告している．この点から本実験で扱った *Eurema* 属2種のうち，とくにツマグロキチョウの秋型はキタテハと同様に明確な休眠性をもっていると考えられる．そして今回の実験の結果から秋型が実質的に休眠型としての役割を果すためには温度の低下が必要であろうと考えられる．しかしキチョウの場合はツマグロキチョウのように夏型と秋型の卵巣成熟の違いは明確ではない．キチョウにおける季節型に連続的な移行型が見られらことは，休眠性の点でも未分化の状態を反映しているように思われる．

3) 季節型と分布

本実験で明らかなように，キチョウとツマグロキチョウの間には季節型の発現様式のみならず光周反応や成虫の卵巣成熟についても顕著な相違が存在する．しかし世代数や食草供給の季節的変化に関する限り両種の間にほとんど違いはみられないので，季節型に関連した相違はそれぞれの種の進化ないしは分布の歴史的な差異に根ざしたものであろう．

この問題を考える手掛りとして，キチョウとツマグロキチョウは同じ *Eurema* 属に属するが明らかに系統を異にすることに注目する必要がある．比較形態学的な研究から，ツマグロキチョウの属する *daira* 群は形態上の多様性を擁しながらも全体として原始的な側系統群であり，キチョウの属する *hecabe* 群は多くの共通特化形質をもつことから *daira* 群の発生以降に出現した単系統群であろうと考えられる．そして両系統群ともにその原始的な種は熱帯ないし亜熱帯に分布圏をもち季節型を全く示さないものや弱い季節型しか認められないものが少なくない．それゆえキチョウやツマグロキチョウにみられる顕著な季節型（成虫休眠性）は両系統群において独立に生じたものとみるべきであろう．仮に季節型を形成する能力の進化速度が両系統群でほぼ等しいならば，季節型の分化が形態的にも生理的にも顕著なツマグロキチョウは不明確な季節型をあらわすキチョウに比べて，より古い時代に季節型分化の道をたどりはじめたと推定できる．もしそうならば両種の分布拡大の歴史についても相違があるに違いない．ちなみに両種の現在の分布を眺めてみると，ツマグロキチョウはインド・オーストラリア地域の熱帯降雨林地帯には全く分布せず，この空白地帯をはさんで南北両半球の温帯ないし熱帯モンスーン地帯に分断されて分布しているが，キチョウでは旧世界の熱帯から温帯にかけて連続的に分布している (fig. 14). *Eurema* 属は熱帯起源の属であると考えられるので，熱帯降雨林地域に空白地帯をもったツマグロキチョウの生態分布は本属としては二次的なものであろうと考えざるを得ない．

このように両種の季節型に関連した差異から両種の成虫休眠性獲得の歴史的な差を読みとるならば，ツマグロキチョウの方がキチョウよりも温帯に対する適応度が高いということになる．ところが両種の分布北限についてみる限り，予想に反してキチョウの北限（青森県）がツマグロキチョウの北限（宮城県）よりも北方に位置している．この理由として考えられるのは両種の幼虫の食性の差である．ツマグロキチョウは単食性の種でカワラケツメイ 1 種を食草としており，北方に分布する他のマメ科植物への食性転換をしていない．このように本種の分布北限はカ

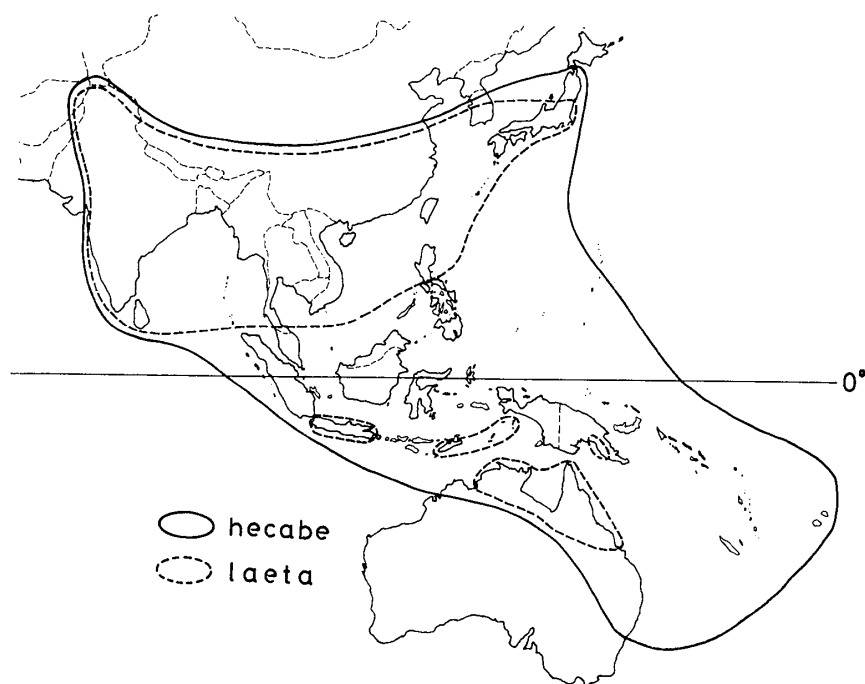



Fig. 14. Distribution of *Eurema hecabe* and *Eurema laeta* in the Indo-Australian Region.

ワラケツメイの分布に直接制約をうけている可能性が強い．一方，キチョウは季節型（成虫休眠性）分化の過程において不完全な状態であるにもかかわらず，より北方に分布するマメ科植物への広範な食性転換や強い分散力によって分布を拡大し，ツマグロキチョウの北限を越えてさらに日本列島を北上する途上であろうと考えられる．

摘　　要

1）九州北部のキチョウ *Eurema hecabe mandarina* de l'Orza とツマグロキチョウ *Eurema laeta bethesba* Janson について，25±1°C恒温，9，10，11，12，13，14，15時間の各日長で飼育し両種の臨界日長と羽化した夏・秋両季節型の卵巣成熟度および寿命を調べた．

2）両種とも長日型の光周反応を示し，ツマグロキチョウの臨界日長は13時間と14時間の間にあることが判ったが，キチョウでは日長11時間においても秋型の羽化率は40%弱であった（fig. 10）．

3）両種の夏・秋型の卵巣成熟度を高温区（25±1°C）と低温区（15±3°C）で調べた結果，ツマグロキチョウの夏型では温度にかかわらず羽化後4日目には成熟卵がみられたが，秋型ではとくに低温において卵巣成熟の著しい遅延がみられた．一方，キチョウでは夏型と秋型の卵巣成熟に前種ほど違いがみられなかった．

4）高温区では夏・秋型に明確な寿命の差がみられなかったが，低温区ではツマグロキチョウの秋型の寿命が著しく延長した（fig. 12）．

5）実験で得られた両種の光周反応のデーターは野外における夏型から秋型への季節型の移行時期が幼虫期の日長に左右されることを裏付けた．またキチョウの連続的な季節型の移行もやはり日長に左右されるが，この場合温度の影響がかなり考えられる．

文　　献

会田重道（1963）　蝶の季節型とその決定要因．生物科学　15：163—167.

Danilevsky, A.S. (1961)　*Fotoperiodism i sezonnoe razvitie nasekomykh.* Izd.　Leningradzkogo Universiteta Leningrad.
　日本語版 "昆虫の光周性" 日高敏隆・正木進三訳（1966）．東京大学出版会，東京．

日高敏隆・会田重道（1963）　キタテハ（*Polygonia c-aureum*）の季節型決定要因としての日長．動物学雑誌　73：77—83.

加藤義臣（1963）　キチョウの季節型に関する実験．*Fortunei* 2：8–10.

——（1964）　キチョウの季節型に関する実験（II）．*Fortunei* 3：2—3.

Sakai, T. & Masaki, S. (1965)　Photoperiod as a factor causing seasonal form in *Lycaena phlaeas daimio* Seitz (Lepidoptera : Lycaenidae). *Kontyû* 33：275—283.

関　照信（1968）　タテハモドキの季節型決定要因（予報）．蝶と蛾　19：1—11.

Summary

There are two distinct seasonal forms, the summer and autumn ones, in both *Eurema hecabe mandarina* de l'Orza and *Eurema laeta bethesba* Janson. The two species hibernate only in the adult stage of the autumn form. Experiments were carried out to elucidate the critical day-length for determination of the seasonal form and to compare ovarian development and longevity of the different seasonal forms by using materials collected in northern parts of Kyushu. The larvae and pupae were reared at a temperature of 25±1°C and photoperiods of 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15 hours per day. The result shows that there are distinct differences in the photoperiodic response between the two species, although both showed "long-day type" photoperiodic responses. The critical photoperiod seems to lie between 13 and 14 hours in *Eurema laeta bethesba*, but it is obscure in *Eurema hecabe mandarina* in which the autumn form was less than 40 per cent even in 11-hour photoperiod (fig. 9). The ovary of *Eurema laeta bethesba* (25±1°C and 15±3°C) matured on the fourth day after emergence independently of temperature in the summer form, while it developed very slowly especially at the low temperature in the autumn form. On the contrary,

there was no detectable difference in ovarian development between the summer and autumn forms in *Eurema hecabe mandarina*. In both species there was little difference in adult longevity between the autumn and summer forms at 25±1°C, while at 15±3°C, the autumn form survived much longer than the summer form (fig. 11). The seasonal succession of the different forms in the field can be explained by the day-length during the larval stage. Although the occurrence of seasonal forms in *Eurema hecabe mandarina* is affected by the photoperiod during the larval development, temperature seems also to exert some influence.